南京地区棉铃虫越冬蛹滞育的解除与发育

蒋明星　张孝羲
（南京农业大学植保系　南京　210095）

摘要　南京地区棉铃虫 *Helicoverpa armigera*（Hübner）越冬蛹滞育的解除时间及解除后发育与温度的关系等问题。结果表明，该地区越冬蛹于12月中旬前后解除滞育，12月下旬至3月上旬处于休眠状态，3月下旬至4月上旬温度上升至约10℃～12℃后眼点开始移动。发现该虫在滞育后的发育中，眼点移动前期的发育速率、发育起始温度及血淋巴总蛋白含量动态明显不同于眼点移动后期或非滞育蛹。

关键词　棉铃虫，越冬蛹，滞育解除，滞育后发育

Helicoverpa 属昆虫具蛹期滞育特性，对其中一些主要农业害虫，如棉铃虫 *Helicoverpa armigera*、美洲棉铃虫 *H. zea*、斑实夜蛾 *H. punctigera* 等的滞育解除与羽化特性，国外已有许多报道[1~4]。对我国棉铃虫滞育的解除与羽化，仅见李锦华等[5]对四川种群、吴孔明等[6]对河南种群的研究报道，目前对其在我国大部分地区的越冬情况仍缺乏了解。作者以江苏种群为材料，研究了南京地区越冬蛹滞育解除时间、滞育解除以后的发育等问题，结果如下。

1　材料与方法

1.1　虫源

供试棉铃虫于1994～1995年6月采自江苏丰县棉田，已于室内（27±1）℃、光照14 h条件下用人工饲料[7]连续饲养2代。

1.2　滞育的判断方法

参考 Cullen 等[8]对 *H. punctigera* 蛹眼点和复眼变化过程的观察，将棉铃虫蛹期划分为以下几个发育阶段：A 期，眼点保留在化蛹时位置；B 期，眼点偏离化蛹时位置，开始向侧面移动；C 期，眼点继续向侧面移动，色泽逐渐淡化；D 期，眼点完全消失；E 期，复眼开始变黑至羽化。

据作者观察，在高于18 ℃的温度下，非滞育蛹的 A 期不到3 d，而滞育蛹的 A 期明显较长。本文根据化蛹后于24 ℃下经历1周后的眼点位置来判断滞育与否：若此时眼点仍保留在化蛹时位置，则为滞育蛹，否则为非滞育蛹。

1995-10-17收稿，1996-08-13收修改稿

1.3 越冬蛹滞育解除时间的测定

1994年～1995年9月中下旬，于室内22 ℃、光照12 h 条件下饲养幼虫，9月底10月初化蛹后即置于室外自然条件下，10月15日前根据上述方法剔除其中的非滞育蛹，将滞育蛹单头分置于垫有吸水纸的小塑料培养皿内，让其越冬（越冬蛹$_{(94)}$与越冬蛹$_{(95)}$）。采用 Wilson 等[1]、Lopez 等[4]的研究方法，从1995年10月中旬至1996年3月初，约每半月1次分批取越冬蛹$_{(95)}$雌雄各10～15头，置于室内24℃恒温下。以后逐日观察记载该温度下每头蛹眼点开始移动的时间与羽化的时间，分别得到 A 期、B～E 期及 A～E 期所经历的时间。并统计分析这三个时期在不同取样时间之间的差异，若发现在某一时间取样的越冬蛹，其 A 期与 A～E 期不再随取样时间出现显著变化，则根据 Tauber 等[9]、Wilson 等[1]、Lopez 等[4]的分析，可判断此时越冬蛹的滞育已解除。

1.4 越冬蛹滞育解除后的发育与羽化

1.4.1 越冬蛹在不同恒温下的发育历期观察：1996年2月25日，取部分越冬蛹$_{(1995)}$分别放在室内18℃、21℃、24℃、27℃、30℃和33℃下，以后逐日观察记载每头蛹眼点开始移动的时间与羽化的时间，分别得到不同温度下越冬蛹 A 期、B～E 期及 A～E 期所经历的时间。以观察非滞育蛹历期作比较。

1.4.2 自然变温条件下越冬蛹眼点移动与羽化进度：从1995年～1996年3月初开始，逐日观察记载自然变温条件下每头越冬蛹$_{(1994\sim1995)}$眼点开始移动的时间与羽化的时间，建立眼点移动与羽化进度曲线。每日记载室外2时、8时、12时和20时的温度，统计日均温和旬均温，分析春季温度对越冬蛹滞育解除后发育进度的影响。

1.5 滞育蛹不同发育时期血淋巴总蛋白含量的测定

1.5.1 滞育期血淋巴总蛋白含量的变化：将滞育蛹（22℃、光照10 h 下饲养得到）分别放在7℃与14℃两低温下，分别处理4 d～70 d 后，用 Folin-酚法[10]测定血淋巴总蛋白含量。每次测定10头。

1.5.2 滞育后发育期血淋巴总蛋白含量的变化：先将滞育蛹放在14 ℃下处理80 d（据另试验，此时滞育已解除），尔后转到24℃下，测定蛹在该温度下经不同天数之后的血淋巴总蛋白含量。每次测定10头。测定前记载每头蛹的发育时期。另测定非滞育蛹以作比较。

2 结果与分析

2.1 南京地区越冬蛹滞育的解除

取自自然条件下不同时期（1995年10月中旬至1996年3月初）的越冬蛹，经24℃处理后其 A 期（即眼点移动前期）、B～E 期（即眼点移动后期）及 A～E 期（即全蛹期）所经历的时间如表1。

表1表明，随着自然条件下秋冬季时间的推进，越冬蛹经24 ℃处理后的眼点移动前期与全蛹期均逐步缩短，且不同个体之间逐步趋于一致。12月16日以后取样的越冬蛹，眼点移动前期与全蛹期分别缩短至8 d 与23 d 以下，且雌雄蛹均不再随取样时间出现显著变

化。说明在南京地区，越冬蛹滞育的解除时间在12月中旬前后，其后便开始进入休眠状态。

表1 越冬蛹在24℃下的发育历期（d，均值±标准差） （1995～1996年，南京）

取样时间（月·日）		A 期	B～E 期	A～E 期
10.17	♀	46.80± 9.75 a	15.60±0.70 a	62.40±10.13 a
	♂	64.56±17.81 a	16.00±1.32 a	80.56±17.41 a
11.1	♀	37.70±17.79 b	14.80±1.55 a	52.50±18.03 b
	♂	43.90±16.45 b	15.30±1.25 ab	59.20±16.49 b
11.16	♀	34.30±16.06 b	14.80±0.42 a	49.10±15.93 b
	♂	22.90± 7.52 c	16.10±0.74 a	39.00± 7.27 c
12.2	♀	15.67±10.57 c	14.78±1.30 a	30.44± 9.76 c
	♂	14.70± 5.98 cd	15.00±0.67 b	29.70± 5.66 d
12.16	♀	7.75± 3.77 cd	13.94±0.57 b	21.69± 3.93 d
	♂	8.00± 4.90 de	14.83±0.41 b	22.83± 4.75 e
12.31	♀	4.27± 0.96 d	13.73±0.96 b	18.00± 1.77 d
	♂	4.55± 0.93 e	14.36±0.92 b	18.91± 1.81 e
1.16	♀	5.30± 2.63 d	13.60±0.97 b	18.90± 2.81 d
	♂	4.10± 1.60 e	14.70±0.82 b	18.80± 2.10 e
2.2	♀	—	—	19.00± 1.55 d
	♂	—	—	19.33± 1.87 e
2.16	♀	—	—	18.71± 0.95 d
	♂	—	—	19.25± 1.22 e
3.3	♀	—	—	18.64± 0.81 d
	♂	—	—	19.89± 0.33 e

注：1. 表中英文大写字母所代表的具体发育时期参见前文“滞育的判断方法”部分；表2、表3同此；
2. 在同一发育时期与性别内，历期间具有相同英文小写字母的表示差异不显著（Duncan 新复极差检验，$P>0.05$）

另从表1中看出，随着秋冬季时间的推进，越冬蛹的眼点移动后期虽也有逐步缩短的趋势，但变化不大，说明该期的长短基本不受眼点移动前期的影响。

2.2 越冬蛹滞育解除后的发育与羽化

已解除滞育而处于休眠状态的越冬蛹，当春季温度上升到发育起始温度以上时，便结束休眠而开始恢复发育。可用眼点移动与羽化时间来反映越冬蛹滞育解除后的发育进度，并求得发育起始温度和有效积温。

2.2.1 越冬蛹与非滞育蛹的发育历期比较：国内外研究表明，*H. armigera*，*H. zea* 与 *Heliothis virescens* 蛹解除滞育后，其发育在17 ℃以上的温度条件下才能恢复；而一旦发育恢复后，即使在12 ℃～15 ℃的低温下也能继续发育，且发育速率与非滞育蛹非常接近[1,4]。为了进一步明确棉铃虫滞育解除后的发育特性及其与非滞育蛹的异同之处，作者参考 Wilson 等[1]的方法，测定和比较了两类蛹在不同恒温下眼点移动前与眼点移动后的

历期，并计算了发育起始温度与有效积温（直线回归法），结果如表2～3。因供试越冬蛹于1996年2月25日取自室外自然条件下，故进行各温度处理之前已经解除滞育（如前述）。

表2　棉铃虫越冬蛹(滞育解除后)和非滞育蛹在不同温度下的发育历期(d，均值±标准差)比较

发育时期			处理温度（℃）					
			18	21	24	27	30	33
A 期	♀	OW-P	33.14±15.21 a	7.67±3.43 a	3.42±0.43 a	1.77±0.07 a	1.57±0.21 a	1.49±0.14 a
		ND-P	2.90±0.44 b	1.96±0.17 b	1.69±0.07 b	1.33±0.18 b	0.94±0.12 b	0.84±0.02 b
	♂	OW-P	46.00±15.84 a	17.86±8.20 a	4.04±0.66 a	1.94±0.22 a	1.73±0.15 a	1.57±0.17 a
		ND-P	3.29±0.53 b	2.13±0.13 b	1.65±0.10 b	1.39±0.17 b	0.93±0.10 b	0.82±0.04 b
B～E 期	♀	OW-P	25.86±1.03 a	19.33±0.50 a	14.54±1.01 a	9.86±0.38 a	8.50±0.26 a	7.55±0.75 a
		ND-P	22.65±0.91 b	15.39±1.10 b	11.19±0.47 b	8.16±0.47 b	7.39±0.41 b	6.47±0.42 b
	♂	OW-P	28.31±0.70 a	20.50±0.85 a	15.82±0.58 a	11.24±0.54 a	9.08±0.55 a	8.20±0.32 a
		ND-P	25.29±0.81 b	16.78±0.40 b	12.31±0.34 b	9.10±0.31 b	8.35±0.30 b	7.31±0.16 b
A～E 期	♀	OW-P	59.00±15.80 a	27.00±3.57 a	17.96±1.18 a	11.63±0.41 a	10.08±0.26 a	9.04±0.76 a
		ND-P	25.55±0.91 b	17.35±1.07 b	12.88±0.50 b	9.50±0.49 b	8.33±0.46 b	7.31±0.40 b
	♂	OW-P	74.31±16.05 a	38.36±8.71 a	19.86±1.07 a	13.18±0.60 a	10.81±0.58 a	9.77±0.36 a
		ND-P	28.58±1.23 b	18.91±0.47 b	13.96±0.43 b	10.49±0.41 b	9.27±0.31 b	8.12±0.12 b

注：1. OW-P 表示越冬蛹（overwintering pupae），ND-P 表示非滞育蛹（nondiapausing pupae）；
2. 在同一温度、发育时期与性别内，两类蛹的历期间具有相同英文小写字母的表示差异不显著（Duncan 新复极差检验，$P>0.05$）

表3　棉铃虫越冬蛹和非滞育蛹发育起始温度(C)及有效积温(K)的比较

发育时期		越冬蛹			非滞育蛹		
		C（℃）	K（日度）	r	C（℃）	K（日度）	r
A 期	♀	17.8	19.9	0.9727	13.1	16.7	0.9849
	♂	18.6	21.1	0.9700	14.0	15.6	0.9851
B～E 期	♀	12.9	147.7	0.9917	12.2	130.4	0.9936
	♂	12.9	161.3	0.9939	11.9	148.8	0.9927
A～E 期	♀	15.3	150.5	0.9910	12.2	148.3	0.9966
	♂	16.2	154.1	0.9913	12.1	165.7	0.9966

注：r 为表2中处理温度与发育速率（1/发育历期）的相关系数

表2表明，在各个不同温度下，越冬蛹与非滞育蛹的眼点移动前期与眼点移动后期均有显著差异。在同一类蛹中，雌蛹的发育稍快于雄蛹。表3中，越冬蛹与非滞育蛹蛹全期的发育起始温度分别约为15℃～16℃和12℃，有效积温比较接近。其中，眼点移动前期的发育起始温度分别约为18℃与13℃～14℃，两者相差4℃～5℃；眼点移动后期的发育起始温度分别约为13℃与12℃左右，两者差异不大。这可初步说明，越冬蛹眼点移动前期的发育特性明显不同于非滞育蛹；而在眼点移动后期，两类蛹则比较相似。

2.2.2　自然条件下越冬蛹眼点移动与羽化进度：1995～1996年的观察结果如图1。图1表明，1995年越冬蛹眼点移动开始于3月中旬，3月23日左右达到高峰；而1996年眼点移动

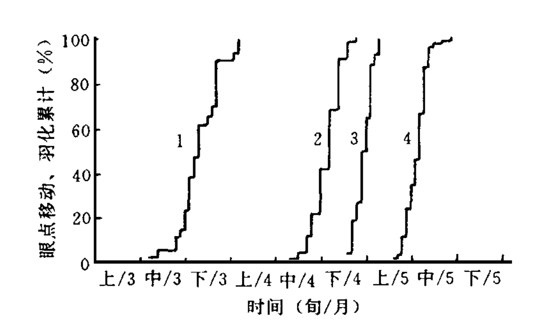


图1 南京地区1995年～1996年棉铃虫越冬蛹的眼点移动与羽化进度

1.1995年眼点移动进度；2.1996年眼点移动进度；3.1995年羽化进度；4.1996年羽化进度

开始于4月中旬，4月21日左右达到高峰，故其进度比1995年晚近1个月。其主要原因是：如表4，1995年3月份温度比常年高出1.7℃～2.5℃，有利于越冬蛹较早恢复发育；而1996年3月中旬至4月中旬的温度比常年低0.8℃～3.1℃，推迟了越冬蛹恢复发育的时间。

与上述眼点移动进度相对应，1995年～1996年越冬蛹的羽化进度明显不同：1995年，越冬蛹于4月下旬开始羽化，受4月底至5月上旬的高温影响，5月上旬即羽化结束；而1996年，越冬蛹于5月上旬才开始羽化，且由于5月上中旬的温度接近常年，故推迟至5月20日左右才羽化完毕。

结合表4可大致推测，在南京地区，3月中下旬温度低于10℃的年份（如1996年），越冬蛹的发育与羽化明显推迟；而3月中下旬温度高于10℃的年份（如1995年），则发育与羽化明显提早。据此进一步推测，在该地区一般年份里，越冬蛹于12月中旬前后解除滞育之后，12月下旬至3月下旬处于休眠状态，3月中旬前后开始缓慢发育，3月下旬至4月上旬当温度上升至10℃～12℃时开始出现眼点移动。

表4 1995年～1996年及常年3月～5月份气温

年份	时间（旬/月）								
	上/3	中/3	下/3	上/4	中/4	下/4	上/5	中/5	下/5
1995	8.9	10.1	11.8	13.8	14.9	17.5	21.4	21.2	23.7
1996	9.1	7.4	6.4	11.7	13.8	20.5	18.8	21.4	22.8
常年	6.4	8.4	9.5	12.5	14.7	17.3	18.9	20.3	22.2

注：常年气温为南京1979～1988年的旬均温值

2.3 滞育蛹不同发育时期血淋巴总蛋白含量动态

2.3.1 滞育期血淋巴总蛋白含量的变化：将滞育蛹分别放于低温7℃与14℃下，测得不同时期的血淋巴总蛋白含量如图2所示。

图2表明，滞育期血淋巴总蛋白含量的变化过程同所处温度有较大关系，7℃下明显比14℃下的高，这可能体现了滞育蛹对低温的一种生理适应性。14℃下处理40 d后，血淋巴总蛋白含量开始稳步上升，这与滞育深度、滞育解除等是否有关系，有待以后探讨。

2.3.2 滞育后发育期血淋巴总蛋白含量的变化：上文已表明，越冬蛹解除滞育后，其发育历期、发育起始温度与非滞育蛹均有着较大的不同（表2～3）。为了从生理上比较滞育蛹与非滞育蛹的发育特性，测定了两者经24 ℃处理后血淋巴总蛋白含量的变化，结果如图3。其中供试滞育蛹测定前已预先经14 ℃处理80 d，保证滞育已经解除。

图3表明，在24 ℃下，两类蛹的血淋巴总蛋白含量的变化过程有着相似之处：A 期较

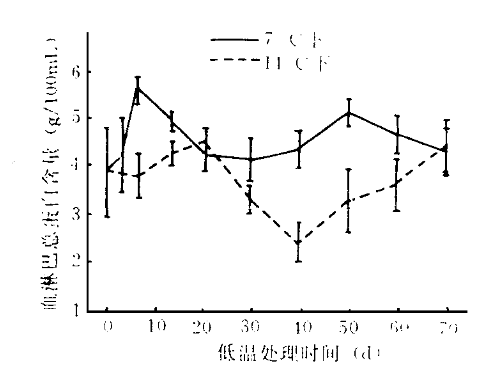


图2　7 ℃与14 ℃下滞育蛹体内血淋巴总蛋白含量变化的比较

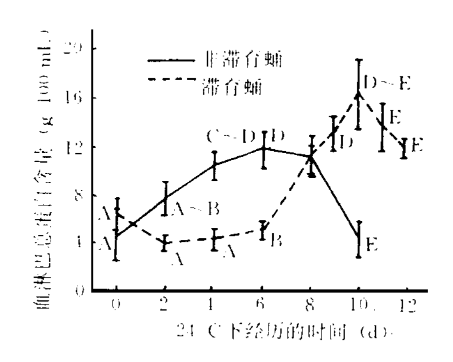


图3　24 ℃下滞育蛹(解除滞育后)与非滞育蛹体内血淋巴总蛋白含量变化的比较

1. 滞育蛹测定前已在14 ℃下处理80 d；
2. 图中字母表示发育时期

低，B～C 期逐步上升，D 末期至 E 初期达到高峰，尔后逐步下降。然而有明显区别的是，滞育蛹血淋巴总蛋白含量在前6 d 内一直维持在较低水平，而非滞育蛹的血淋巴总蛋白含量在接触24 ℃处理后即开始上升。

3　讨论

根据上述结果，可知在南京自然条件下，棉铃虫越冬蛹的发育经历了以下几个时期：

(1) 滞育期：该时期从秋季化蛹后开始，至12月中旬前后结束。由于不同年份间冬季温度有所波动，受此影响，越冬蛹解除滞育的时间可能有所提前或推迟。本研究表明，滞育期体内血淋巴总蛋白含量的变化与所处低温有关。在自然条件下，越冬蛹化蛹后其体内血淋巴总蛋白含量如何随时间和冬季不同低温而变化，是否可将它作为一个滞育解除的生理指标等等，这些问题有待今后研究。(2) 休眠期：滞育解除后，由于环境温度仍较低，故越冬蛹尚不能恢复发育而处于休眠状态。该期在时间上大致处于12月下旬至3月上旬，其结束时间主要取决于春季气温回升的早晚。(3) 复苏期：当春季温度上升到一定程度后，越冬蛹便开始陆续结束休眠而发育、羽化。据本试验，越冬蛹眼点移动前期的发育起始温度(18℃)明显高于眼点移动后期(13℃)(表3)；即使已经解除滞育，24℃下血淋巴总蛋白含量在早期较长一段时期内维持在较低水平(图3)。这些特性明显不同于非滞育蛹。因此，为了更客观地反映越冬蛹滞育解除后的发育特性，建议划分出一个发育起始温度较高、血淋巴总蛋白含量较低的发育时期，作者称之为“复苏期”。该期从越冬蛹结束休眠之后即3月中旬前后开始，到眼点移动之前的某一时期结束。为了研究方便和说明问题，本试验将眼点移动前期作为一发育阶段来观察历期及起始温度，实际上，在眼点移动之前复苏期即告结束。(4) 正常发育期：本试验表明，越冬蛹眼点移动后期的发育起始温度 (13℃) 与非滞育蛹 (12℃) 比较接近；且期间血淋巴总蛋白含量的变化趋势与非滞育蛹比较相似 (图3)。故可认为，复苏期结束后，越冬蛹便进入与非滞育蛹较为相似的发育时期，作者称之为“正常发育期”。该期从眼点移动 (即3月下旬至4月上旬) 之前即开始，到羽化结束。

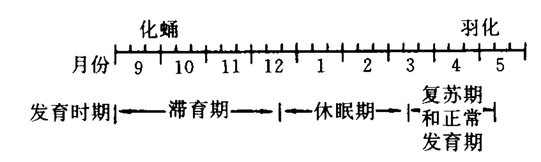


图4 南京地区棉铃虫越冬蛹各发育时期的划分示意图

以上各发育时期以图4表示。

本文研究结果可为预测南京地区越冬蛹的发育与羽化进度提供依据。对自然种群的越冬蛹，其所处土壤的温度与气温有一定的差异，故滞育解除时间、滞育后的发育进度等可能与暴露空气下的情况不尽一致，而且还可能受到越冬蛹化蛹时间、越冬场所等因素的影响。这方面有待今后深入研究。

参 考 文 献

1 Wilson A G L *et al*. Overwintering and spring emergence of *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) in the Namoi Vallay, New South Wales. Bull. Entomol. Res., 1979, **69**: 97～109

2 Wilson A G L. Diapause in *Heliothis punctigera* and *H. armigera*. Proceedings: *Heliothis* ecology workshop. 1985, 87～103

3 Lopez J D *et al*. Comparative pattern of emergence of *Heliothis zea* and *H. virescens* (Lepidoptera: Noctuidae) from overwintering pupae. J. Econ. Entomol., 1984, **77**: 1421～1426

4 Lopez J D *et al*. Comparison of diapause development in *Heliothis zea* and *H. virescens* (Lepidoptera: Noctuidae) Ann. Entomol. Soc. Am., 1985, **78** (3): 415～422

5 李锦华等.四川棉铃虫滞育的解除与羽化.四川农业学报，1988，**3**（1）：27～32

6 吴孔明等. 棉铃虫迁飞与滞育的研究——棉铃虫滞育的解除与羽化形式. 中国农业科学，1996，**29**（1）：15～20

7 谭福杰.农业昆虫抗药性测定.南京农业大学学报，1987，**4**（增刊）：107～127

8 Cullen J M *et al*. The influence of photoperiod and temperature on the induction of diapause in pupae of *Heliothis punctigera*. J. Insect Physiol., 1978, **24**: 595～601

9 Tauber M J *et al*. Seasonal Adaptation of Insects. New York: Oxford University Press, 1986, 52～62

10 南京农业大学主编.昆虫生理生化实验.北京：农业出版社，1993，53～56

DIAPAUSE TERMINATION AND POSTDIAPAUSE DEVELOPMENT OF OVERWINTERING PUPAE OF COTTON BOLLWORM IN NANJING

Jiang Mingxing　Zhang Xiaoxi

(*Department of Plant Protection, Nanjing Agricultural University　Nanjing*　210095)

Abstract　The paper studies the date of diapause termination and relationship between postdiapause development and temperatures in overwintering pupae of cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner), under both natural and controlled conditions in Nanjing. The results show that, in the area, overwintering pupae end diapause in about mid-December and subsequently remain in quiscence from late December to early March when spring temperatures are below the threshold for development. Postdiapause development resumes in mid-March and eyespots move gradually from late March to early April when temperatures reach about 10 ℃～12 ℃. It was also found that, during postdiapause development, pupae show great differences in development rate, temperature threshold and protein concentration in haemolymph in the stage previous to eyespots movement, compared with the stage following eyespots movement and nondiapausing pupae.

Key words　*Helicoverpa armigera*, overwintering pupae, diapause termination, postdiapause development